

УДК 591.543.43 : 591.9/4—013/ : 576.893.19 : 598.2

## О РОЛИ СЕЗОННЫХ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ МИГРАНТОВ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ГЕМОСПОРИДИЙ ПТИЦ

Г. А. Валькюнас

Определена доля птиц куршских популяций, зараженных гемоспоридиями (Haemosporidia) южного происхождения. На основе полученного фактического материала и литературных данных обсуждается роль сезонных перемещений палеарктических мигрантов в заражении гемоспоридиями, а также дальнейшая судьба простейших южного (северного) происхождения в гнездовых (зимовочных) ареалах птиц.

Изучение роли сезонных миграций в заражении птиц паразитами впервые наиболее подробно проведено В. А. Догелем и его учениками в 30—50-е гг. Главные итоги этих работ обобщены в монографии Догеля (1962). За последние десятилетия в паразитологии и орнитологии накоплены новые сведения, позволяющие дополнить представления по данной проблеме.

Результаты предварительных исследований о значении миграций в Беломоро-Балтийском направлении для распространения простейших крови птиц, а также обзор литературы по этому вопросу опубликованы ранее (Валькюнас, 1984).

Цель настоящей работы — количественная оценка роли сезонных миграций птиц куршских популяций в заражении гемоспоридиями (Haemosporidia), а также анализ результатов многолетних собственных исследований по рассматриваемому вопросу с учетом некоторых современных данных паразитологии и орнитологии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на Биологической станции Зоологического института АН СССР на Куршской косе Балтийского моря в 1977—1980, 1982, 1984—1986 гг. Проведено массовое обследование трех обычных на косе гнездящихся и пролетных видов воробьиных: зяблика (*Fringilla coelebs*), веснички (*Phylloscopus trochilus*) и пересмешки (*Hippolais icterina*), которых разделили на 3 группы.

1. Молодые (juvenilis) птицы, вылупившиеся на Куршской косе и не совершавшие сезонных миграций. Все они индикаторы эпизоотологической ситуации по гемоспоридиозам в районе исследования, среди них зябликов 496 экз., весничек — 151, пересмешек — 232.

2. Молодые птицы северных популяций (карельских, финляндских, прибалтийских и др.), мигрирующих над Куршской косой осенью. Они являются индикаторами эпизоотологической ситуации по гемоспоридиозам на западе Северной Палеарктики, среди них зябликов 714 экз., весничек — 133, пересмешек — 108.

3. Взрослые (*subadultus*, *adultus*) птицы куршского происхождения, совершавшие сезонные миграции. Были обследованы птицы, окольцованные ранее на косе птенцами (*pullus*) или молодыми до начала осенних перемещений. Все они индикаторы гемоспоридий, заносимых в гнездовые ареалы с зимовок и миграционных путей. Среди них зябликов 172 экз., весничек — 114, пересмешек — 68.

Видовая принадлежность и возраст птиц определялись сотрудниками Биологической станции, а гнездовые и зимовочные ареалы мигрантов — по литературным данным (Паевский, 1971; Moreau, 1972). Границы возрастных групп приняты по Виноградовой и др. (1976).

Птиц отлавливали стационарными ловушками Рыбачинского типа и паутинными сетями. Кровь брали путем обрезания коготка одной из лапок. Мазки крови высушивали на воздухе, фиксировали метанолом, в лаборатории окрашивали по методу Романовского—Гимзы и микроскопировали первоначально при увеличении об. 20, ок. 7, а затем под иммерсией (об. 90, ок. 7).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У птиц на Куршской косе выявлены представители всех семейств отряда *Haemosporidia*: гемопротеиды (*Haemoproteidae*), лейкоцитозоиды (*Leucocytozoidae*) и малярийные плазмодии (*Plasmodiidae*). Гемопротеиды интенсивно циркулируют на косе, а лейкоцитозоиды и малярийные паразиты не завершают здесь цикл развития. Об этом свидетельствует отсутствие этих простейших у 879 обследованных молодых (*juvenilis*) зябликов, весничек и пересмешек куршского происхождения.

В этой связи количественная оценка роли миграций в распространении представителей перечисленных групп паразитов на Куршской косе может быть проведена двумя способами.

1. Анализ на популяционном уровне зараженности гемоспоридиями одних и тех же возрастных групп хозяев до и после возвращения с зимовок дает возможность определить долю птиц, приобретающих паразитов вне гнездового ареала. Существенный недостаток этого метода заключается в его трудоемкости и в необходимости по меньшей мере 2-летних непрерывных популяционных наблюдений в изучаемом районе.

Проведенные ранее исследования показали, что птицы куршских популяций заражаются гемоспоридиями на зимовках и миграционном пути. Экстенсивность инвазии гемопротеидами и малярийными паразитами южного происхождения дальних мигрантов, зимующих в Эфиопской зоогеографической области, наивысшая (Валькюнас, 1984).

2. Отсутствие циркуляции лейкоцитозоид и малярийных плазмодиев на Куршской косе предоставляет редкую возможность для проведения относительно простым способом точной количественной оценки роли сезонных перемещений птиц местных популяций для заноса в гнездовые ареалы паразитов южного происхождения. Птицы куршских популяций, не заражающиеся лейкоцитозоидами и малярийными плазмодиями на гнездовых и дифференцируемые после возвращения с зимовок методом кольцевания, являются индикаторами паразитов, заносимых с юга (см. таблицу). Данные по экстенсивности заражения куршских птиц гемоспоридиями южного происхождения существенно дополняют и конкретизируют представления о роли сезонных миграций в распространении паразитов.

Птицы куршских и более северных (карельских, финляндских, прибалтийских и др.) популяций во время сезонных перемещений образуют единый так называемый Западно-Европейский миграционный поток и имеют относительно стабильные, вполне сравнимые пути миграции и места зимовок (Менз-

Зараженность взрослых птиц куршских популяций гемоспоридиями южного происхождения (1978, 1982, 1985, 1986 гг.)

Вид птиц	Обследовано	Заражено			
		<i>Leucocytozoon</i>		<i>Plasmodium</i>	
		абс.	%	абс.	%
Зяблик	172	7	4.1 (1.5—7.3)	2	1.2 (0.1—3.2)
Весничка	114	0	0	6	5.3 (1.8—9.7)
Пересмешка	68	1	1.5 (0.0—5.6)	6	8.8 (3.1—16.4)

Примечание. В скобках — доверительные интервалы экстенсивности заражения при уровне вероятности 95 %.

бир, 1934; Паевский, 1971; McClure, 1974). В этой связи представляется возможным условно принять долю зараженных лейкоцитозоидами и малярийными плазмодиями птиц куршского происхождения (см. таблицу) за эталон заноса этих простейших в западную часть Северной Палеарктики и, таким образом, в первом приближении количественно оценить место занесенных с юга паразитов в фауне северного происхождения.

Как видно из рис. 1, доля птиц, зараженных лейкоцитозоидами на зимовках и миграционном пути (экстенсивность инвазии птиц куршского происхождения) составляет лишь небольшую часть по сравнению с общим числом птиц, приобретающих этих простейших на гнездовьях (экстенсивность инвазии молодых птиц северных популяций во время осенней миграции). Отметим также, что видовой состав лейкоцитозоид зяблика, веснички и пересмешки, приобретаемых на гнездовьях, а также заносимых с юга, не отличается и представлен в порядке частоты встречаемости 3 видами: *Leucocytozoon fringillinarum*, *L. dubreuii*, *L. majoris*.

Таким образом, ежегодные сезонные миграции в зоны мягких и теплых зим не способствуют обогащению фауны лейкоцитозоид и лишь незначительно увеличивают общую зараженность птиц этими простейшими. Полученные данные подтверждают положение о существовании Голарктического центра распространения лейкоцитозоид (Валькюнас, 1987).

Кардинально противоположная картина выявлена по зараженности палеарктических мигрантов малярийными плазмодиями (рис. 1). У молодых птиц вышеупомянутых видов во время осенней миграции на Куршской косе достоверные случаи регистрации этих паразитов не отмечались.<sup>1</sup> Поэтому есть основания утверждать, что дальние сезонные перемещения — главный источник заражения северных палеарктических мигрантов малярией. Малярийные паразиты южного происхождения в западной части Северной Палеарктики составляют основное ядро их фауны. Полученные данные, с одной стороны, свидетельствуют о наличии афротропического центра распространения малярийных плазмодиев птиц, а с другой — ставят вопрос о том, что представление о малярии птиц как о заболевании с более северной границей распространения по сравнению с малярией человека для Северной Палеарктики, вероятно, должно быть пересмотрено.

Результаты исследования свидетельствуют о неравноценности миграций на запад Южной Палеарктики и Эфиопскую зоогеографическую область для заражения птиц лейкоцитозоидами и малярийными паразитами (рис. 2). Эти

<sup>1</sup> У 1 молодой веснички во время осенней миграции наблюдали гаметоциты, похожие на гаметоциты малярийных паразитов из подродов *Giovannolaia* и *Huffia*. Ввиду низкой интенсивности инвазии диагностировать выявленных у веснички простейших не удалось.

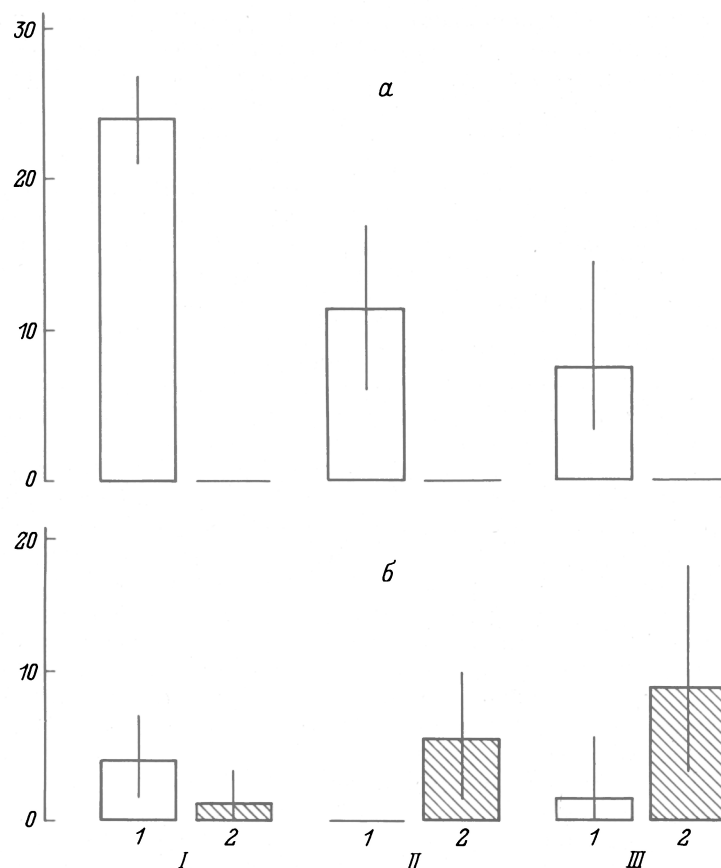


Рис. 1. Зараженность лейкоцитозондами (1) и малярийными паразитами (2) молодых птиц северных популяций во время осенней миграции (а) и птиц куршского происхождения после возвращения с зимовок (б).

I — зяблик, II — весничка, III — пересмешка. На рис. 1—2: по оси ординат — число зараженных птиц, в %; вертикальные линии — доверительные интервалы экстенсивности заражения при уровне вероятности 95 %.

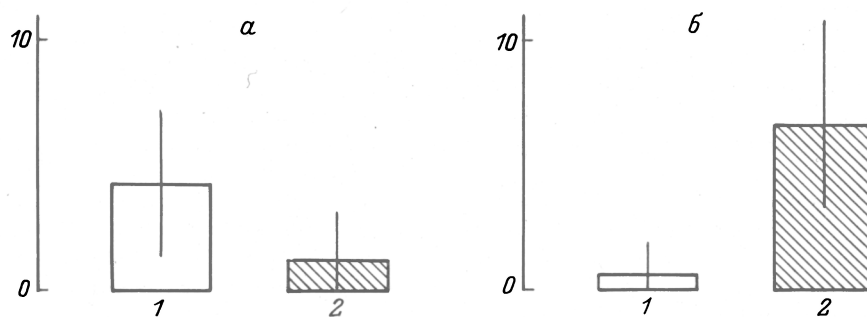


Рис. 2. Неравноценность миграций на запад Южной Палеарктики (а) и в Эфиопскую зоогеографическую область (б) для заражения птиц куршского происхождения лейкоцитозоидами (1) и малярийными паразитами (2).

а — данные по зяблику, б — по весничке и пересмешке.

данные могут быть объяснены, исходя из положения о существовании зоо-географических центров распространения этих простейших. Дальние мигранты во время сезонных перемещений лишь пересекают Палеарктику (центр распространения лейкоцитозоид), а основное время зимовки проводят в Эфиопской зоогеографической области (центр распространения малярийных паразитов), в то время как зимовочные ареалы средних мигрантов не выходят за пределы Палеарктики. Четкие различия в географическом положении зимовочных ареалов средних и дальних мигрантов относительно центров распространения малярийных плазмодиев и лейкоцитозоид, а также неравноценность сроков пребывания птиц в соответствующих центрах должны отражаться на общем уровне зараженности этими простейшими.

Изложенные выше данные о роли сезонных перемещений в афротропики для распространения малярийных плазмодиев и гемопротеид получены при обследовании птиц Западно-Европейского направления миграции. Миграционные пути и места зимовок многочисленных видов и популяций птиц, гнездящихся в Восточной, Центральной и Южной Палеарктике также связаны с Эфиопской зоогеографической областью (Михеев, 1981). Поэтому положение о наличии афротропического центра распространения птичьей малярии и большом значении миграций в этот регион для заражения птиц гемопротеидами может быть распространено на всю многочисленную группу палеарктических мигрантов, зимующих в афротропиках. Необходимо лишь подчеркнуть, что этот общий принцип в каждом отдельном регионе у разных видов и популяций птиц, несомненно, имеет свою конкретную реализацию из-за разнообразия факторов, влияющих на рассматриваемое явление. Об этом свидетельствуют и наши данные (см. таблицу). Так, в Южной Палеарктике, где малярия птиц относительно широко распространена (Mohammed, 1958; Garnham, 1966; Буртикашвили, 1978), доля приобретаемых в афротропиках малярийных плазмодиев будет составлять лишь часть от простейших местного происхождения. В регионах с отсутствием циркуляции тех или иных групп паразитических организмов их фауна будет представлена видами южного происхождения и (или) заносимыми в район исследования птицами-иммигрантами из других территорий.

Многие палеарктические виды и популяции птиц зимуют в Индо-Малайской зоогеографической области, где общий уровень зараженности гемоспоридиями достоверно ниже, чем в Эфиопской и Палеарктике (Михеев, 1981; McCluge e. a., 1978; Валькюнас, 1987). В этой связи есть основания полагать, что занос мигрантами всех групп гемоспоридий из Индо-Малайской области в Палеарктику имеет значительно меньшую роль, чем из афротропиков. Вероятно, характер обмена гемоспоридиями птиц между Палеарктикой и Индо-Малайской областью сходен с таковым между Неарктикой и Неотропиками (Bennett e. a., 1974; Greiner e. a., 1975; Bennett e. a., 1976; White e. a., 1978).

Наличие заноса в гнездовые ареалы палеарктическими мигрантами паразитов южного и миграционного происхождения известно для различных групп паразитических организмов (Догель, 1949, 1962; Белопольская, 1956, 1986; Быховская-Павловская, 1962; Валькюнас, 1984). Фундаментальные орнитологические исследования по миграциям составляют методическую основу для понимания причин возможности заражения птиц паразитами на зимовках и миграционном пути за многие сотни и тысячи километров от гнездовых, приводя в соответствие результаты эколого-паразитологических исследований и все более накапливающиеся данные о генетической основе функционирования паразито-хозяйственных систем (Барщене, 1985).

Сезонные миграции имеют четкую периодичность, а популяции регулярных мигрантов одного вида — относительно постоянные сроки и пути миграции, места остановок на миграционном пути, места зимовок и даже индивидуальные сроки пролета над определенной географической точкой (Дольник, 1975; Паевский, 1976, 1985; Соколов, 1982; Шумаков, Соколов, 1982). В процессе

эволюции это должно способствовать развитию более широкой восприимчивости регулярных мигрантов для заражения паразитами вне гнездового ареала при их регулярном попадании в одни и те же сложившиеся на юге очаги циркуляции тех или иных групп паразитических организмов.

Теоретический и практический интерес представляет обсуждение вопроса о дальнейшей судьбе гемоспоридий южного происхождения, занесенных мигрирующими птицами в гнездовые ареалы. Имеющийся в нашем распоряжении фактический материал дает возможность подойти к ответу на него.

Как уже отмечалось, циркуляция лейкоцитозоид и малярийных паразитов южного происхождения на Куршской косе отсутствует. Лейкоцитозоиды не могут завершить здесь цикл развития из-за отсутствия специфических переносчиков (мошек). Не исключено, что часть паразитов южного происхождения не может распространяться по этой же причине и в некоторых других регионах. Сложнее объяснить отсутствие циркуляции на косе ежегодно заносимых с юга малярийных плазмодиев, так как их переносчики (комары из родов *Culex* и *Aedes*) здесь чрезвычайно многочисленны.

Ранее было высказано предположение, что распространение малярии птиц на Куршской косе ограничивают абиотические факторы и прежде всего температурный. Куршская коса характеризуется более холодной весной и более прохладным летом, чем прилегающие материковые области (Дольник, Паевский, 1982). Однако результаты 6-летних наблюдений, проведенных в летнее время на косе, свидетельствуют о том, что наблюдаемую картину зараженности птиц этими простейшими трудно объяснить только отсутствием соответствующих абиотических факторов, так как в годы с относительно теплым летом распространение малярии среди молодняка регистрировать также не удавалось.

Вероятно, отсутствие циркуляции малярийных паразитов на косе, как и в других северных регионах, обусловлено взаимодействием по меньшей мере двух факторов. Во-первых, малярийные паразиты южного происхождения не могут завершить цикл развития в гнездовых ареалах птиц из-за отсутствия взаимно адаптированных пар «паразит—переносчик», становлению которых препятствует четкая географическая изоляция популяций паразитов, занесенных с юга, и переносчиков на гнездовьях. Однако ввиду регулярности сезонных миграций и заноса в гнездовые ареалы птиц малярийных паразитов в процессе эволюции должно происходить становление взаимно адаптированных паразито-хозяйственных систем, и один этот фактор не может ограничить распространение малярии на севере. Этому препятствует также второй фактор: паразиты южного происхождения для развития в переносчике адаптированы к более мягким абиотическим условиям, которые в Северной Палеарктике складываются нерегулярно.

Отсутствие взаимно адаптированных паразитов и переносчиков препятствует распространению малярии птиц на севере в благоприятные годы, а обычно неблагоприятные для высоких широт климатические условия для развития в переносчике препятствуют становлению взаимно адаптированных систем «паразит—переносчик». Во взаимодействии по меньшей мере этих двух факторов, вероятно, следует искать причины отсутствия циркуляции на Куршской косе и в более северных районах регулярно заносимых с юга малярийных паразитов и некоторых видов гемопротеев (*Haemoproteus hirundinis*, *H. zosteropis* и др.).

В Южной Палеарктике из-за снятия ограничений на второй фактор паразиты южного происхождения в процессе эволюции имели более широкую возможность выработать способность к завершению цикла в местных популяциях переносчиков, что способствовало расширению ареалов их распространения и, вероятно, видовой дивергенции. Такая ситуация, по-видимому, имеет место у малярийных плазмодиев птиц при распространении из афротропического центра.

Судьба гемоспоридий северного происхождения, занесенных птицами в зимовочные ареалы, вероятно, складывается относительно благополучнее. Более мягкие климатические условия должны способствовать относительно более быстрому становлению взаимно адаптированных систем «паразит—переносчик». Эта ситуация, по нашему мнению, складывается у лейкоцитозоид — эволюционно молодой группы гемоспоридий, широко распространенной в Голарктике и медленно распространяющейся на юг, где экстенсивность заражения птиц этими простейшими в настоящее время еще относительно низкая (Greiner e. a., 1975; McClure e. a., 1978; White e. a., 1978; Валькюнас, 1987).

Таким образом, сезонные перемещения в зоны мягких и теплых зим играют важную и неоднозначную роль для заражения палеарктических мигрантов гемоспоридиями. Дальнейшее распространение занесенных в гнездовые (зимовочные) ареалы птиц простейших, как правило, происходит очень медленно. Ввиду четкой периодичности сезонных миграций паразитов южного происхождения (на севере) и северного (на юге), с точки зрения эволюции, можно рассматривать в качестве «законсервированного» генофонда, который реализуется чрезвычайно медленно.

В заключение отметим, что настоящая работа оказалась бы невозможной без использования результатов многолетних работ по кольцеванию и прижизненному обследованию птиц, проводимых на Биологической станции ЗИНА АН СССР.<sup>2</sup>

#### Л и т е р а т у р а

- Барщене Я. В. Генетические основы взаимоотношений в системах паразит—хозяин // Acta Parasitol. Lituanica. 1985. Vol. 21. P. 17—33.
- Белопольская М. М. Зависимость гельминтофауны куликов от миграций // Ежегод. о-ва естествоиспыт. при АН ЭССР. 1956. Т. 49. С. 95—103.
- Белопольская М. М. Обзор фауны цестод куликов Советского Союза // Вест. ЛГУ. 1986, № 2. С. 3—8.
- Буртикашвили Л. П. Паразиты крови диких птиц Грузии. Тбилиси, 1978. 124 с.
- Быховская-Павловская И. Е. Трематоды птиц фауны СССР. Эколого-географический обзор. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 407 с.
- Валькюнас Г. А. Паразиты крови птиц Беломоро-Балтийского направления миграции. I. Роль миграций в заражении птиц паразитическими простейшими крови // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 2. С. 166—174.
- Валькюнас Г. А. Паразитические простейшие крови птиц СССР. 2. Распространение // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1987. Т. 1 (97). С. 52—61.
- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определитель пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука, 1976. 189 с.
- Догель В. А. Биологические особенности паразитофауны перелетных птиц // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1949, № 1. С. 99—107.
- Догель В. А. Общая паразитология (Перераб. и доп. Полянским Ю. И. и Хейсиным Е. М.). Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
- Дольник В. Р., Паевский В. А. Особенности модельного вида, места и методов исследования (введение) // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982, с. 8—17.
- Мензбир М. А. Миграции птиц с зоогеографической точки зрения. М.; Л., 1934. 111 с.
- Михеев А. В. Перелеты птиц. М., 1981. 229 с.
- Паевский В. А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука, 1971. С. 3—110.
- Паевский В. А. Популяционно-демографические аспекты миграций птиц // Зоология позвоночных. Итоги науки и техники. М. 1976. Т. 9. С. 8—60.
- Паевский В. А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.
- Соколов Л. В. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982. С. 215—228.
- Шумаков М. Е., Соколов Л. В. Миграция зябликов на Куршской косе // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982. С. 144—161.

<sup>2</sup> Автор глубоко признателен всем сотрудникам Биологической станции за помощь при сборе материала и консультации по орнитологии.

- Bennett G. F., Campbell A. G., Cameron M. Hematozoa of passeriform birds from insular Newfoundland // Can. J. Zool. 1974. Vol. 52, N 6. P. 765—772.
- Bennett G. F., Greiner E. C., Cameron M. F., Herman C. M. Haematozoa of wild Passeriformes sampled in successive years in Eastern Canada // Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск, 1976. С. 290—295.
- Garnham P. C. C. Malaria parasites and other Haemosporidia. Oxford, 1966. 1114 p.
- Greiner E. C., Bennett G. F., White E. M., Coombs R. F. Distribution of the avian hematozoa of North America // Can. J. Zool. 1975. Vol. 53, N 12. P. 1762—1787.
- McClure H. E. Migration and survival of the birds of Asia. Bangkok, Thailand, 1974. 476 p.
- McClure H. E., Poonswad P., Greiner E. C., Laird M. Haematozoa in the birds of Eastern and Southern Asia. Newfoundland: St. John's, 1978. 296 p.
- Mohammed A. H. H. Systematic and experimental studies on protozoal blood parasites of Egyptian birds. Vol. I. Cairo Univ. Press, 1958. 165 p.
- Moreau R. E. The Palaearctic-African birds migration systems. London, N. Y.: Acad. Press., 1972. 384 p.
- White E. M., Greiner E. C., Bennett G. F., Herman C. M. Distribution of the hematozoa of Neotropical birds // Rev. Biol. Trop. 1978. Vol. 26, N 1. P. 43—102.

Институт зоологии и паразитологии АН ЛитССР,  
Вильнюс

Поступила 16.02.1987

---

# ON THE ROLE OF SEASONAL MIGRATIONS OF PALAEARCTIC MIGRANTS IN THE SPREAD OF HAEMOSPORIDIA OF BIRDS (SPOROZOA, HAEMOSPORIDIA)

G. A. Valkjunaš

## S U M M A R Y

The part of birds of Kurish populations infected with Haemosporidia of southern origin is determined. On the basis of actual material and literary data the role of seasonal migrations of Palaearctic migrants to various zoogeographical regions for infection with Haemosporidia and further fate of Protozoa of southern (northern) origin in nesting (wintering) distribution areas of birds are discussed.

---